

## 학습과 기억에 있어서 편도체의 역할에 대한 기억조절론: 개관 및 평가

김 문수

서울대학교 심리학과

편도체가 학습과 기억에 있어서 어떤 역할을 하는지에 대하여 여러 가지 견해들이 있는데, 그 중에서도 특정한 종류의 학습과제에선 자극과 강화의 연합이 편도체에서 일어나고 그것이 장기기억으로 편도체에 저장된다는 견해(기억저장론)가 여러 연구자들에 의해 지지를 받아 왔다. 이에 대한 대안적 견해들 중의 하나로는 편도체가 장기기억의 저장장소가 아니며 뇌의 다른 부위에서 일어나는 기억저장과정을 조절한다고 보는 기억조절론이 있다. 본 논문은 비교적 덜 알려져 있으나 충분히 개연성있는 이 기억조절론을 개관하고 그 주요한 지지 증거들과 이 견해의 한계를 검토하였다.

편도체는 뇌의 변연계를 구성하는 주요 구조들 중의 하나로서 전통적으로 동기와 정서에 관련된 여러 가지 기능들을 하는 것으로 알려져 왔는데, 지난 10-20년 간의 연구들은 편도체가 학습과 기억에 있어서도 중요한 역할을 한다는 사실을 밝혀 내었다 (Sarter & Markowitsch, 1985). 이에 따라 편도체가 학습과 기억에 있어서 정확히 어떤 역할을 하는가에

대해 여러 가지 견해들이 대두되었는데, 이들은 크게 다음의 두 부류로 나누어질 수 있다. 첫째 부류의 견해들은, 어떤 학습 상황에서 한 자극과 그 강화 사이의 연합이 일어나는 뇌의 장소가 바로 편도체라고 본다 (Jones와 Mishkin, 1972; Spiegler와 Mishkin, 1981; LeDoux, Cicchetti, Xagoraris와 Romanski, 1990; Hitchcock과 Davis, 1987). 그 자

극과 강화 사이의 연합이 학습 후 시간이 지남에 따라 편도체 외의 다른 뇌 부위로 전이한다고 가정하지 않는 한, 이런 견해의 논리적인 귀결은 그 연합 즉, 자극과 강화 사이의 관계에 대한 장기기억이 편도체 내에 저장된다는 것이다. 반면, 두번째 견해는 장기기억이 편도체가 아닌 뇌의 다른 부위에 저장되며 편도체는 그 장기기억이 얼마나 잘 저장되는가를 조절하는 역할을 한다고 본다 (Liang 등, 1982; McGaugh, 1989). 따라서, 첫째 견해를 기억저장론(memory-storage view), 둘째 견해를 기억조절론(memory-modulation view)이라고 부를 수 있을 것이다. 기억저장론은 다수의 연구자들이 지지하는 견해로서 비교적 널리 알려져 있으나, 기억조절론은 오직 McGaugh와 그 동료들에 의해서만 제안되었다. 기억조절론은 비록 소수의 견해이기는 하나 그 지지 증거들이 상당량 존재하며 장기기억이 뇌의 어느 부위에 저장되는가라는 심리학의 오래된 문제에 대해 중요한 시사점을 가진다. 본 논문은 기억저장론보다는 기억조절론을 지지하는 비교적 강력한 증거들만을 추려서 검토해 보고자 한다.

### 1. 기억조절론의 개관

McGaugh(1966)는 기억저장에는 응고화(consolidation)라는 시간의존적인 과정이 따른다고 주장했다. 즉, 장기기억은 학습경험이 끝남과 동시에 완전한 형태로 저장되는 게 아니라 학습 후 어느 정도의 시간을 두고 점차로 “응고”되어 간다는 것이다. 기억이 완전히 응고되기 전에는 여러 가지 조작에 의해 응고화가 촉진될 수도 있고 저해될 수도 있

는데, 기억조절론은 편도체가 뇌의 다른 부위에서 일어나는 기억응고화과정에 영향을 미쳐서 특성의 기억이 강하게 또는 약하게 저장되도록 조절한다고 주장한다. 여러 연구자들은 편도체의 해부학적 특징들에 근거하여 편도체가 신피질에서 형성된 지각체(percept)에 정서적 또는 동기적 의미성을 부여하는 역할을 할 것이라고 제안했다(Gloor, 1960; Aggleton과 Mishkin, 1986; Amaral과 Price, 1984). 이에 따르면 유기체에게 주어지는 환경상의 많은 정보들 중 어느 것들이 생존에 얼마나 중요한가에 따라 그 정보에 대한 기억의 강도를 조절하는 역할을 하기에 편도체가 아주 적합한 구조인 것으로 볼 수 있다.

### 2. 해부학적 고려

편도체의 해부학적 특성을 볼 때, 학습과 기억에 있어서 편도체의 역할에 대한 기억저장론이 여러 연구자들에 의해 지지를 받는 큰 이유 중의 하나는 시각, 청각, 체감각, 미각, 그리고 후각 등 오감을 통해 입력되는 여러 종류의 정보들이 편도체에 와서 수렴한다는 것이다(Russchen, 1986; Turner, 1981). 예를 들어 고전적 조건학습의 경우, 조건자극(CS)과 무조건자극(US)에 대한 정보들이 그 각자의 일차적 감각처리경로들을 거친 후 편도체에 수렴하여 CS와 US의 연합이 일어날 수 있고 그 연합이 장기기억으로 편도체 내에 저장될 수가 있다. 이렇게 편도체의 입력 면에서 보면 기억저장론이 지지되는 반면, 기억조절론은 편도체의 출력 면에서 볼 때 해부학적 지지를 받는다. 즉, 편도체의 하위핵들은 일반적으로

로 기저외측군(basolateral group)과 중심내측군(centromedial group)으로 나뉘는데, 전자는 주로 대뇌피질과 그 관련된 구조들에 투사하고 후자는 주로 시상하와 뇌간의 구조들에 투사하기 때문에 편도체는 뇌의 많은 부위에 걸쳐 아주 광범위한 영향력을 행사할 수 있다(Price, 1986). 따라서 편도체는 그 기저외측군의 투사를 통해 뇌의 인지적 기능들에 영향을 줄 수 있고 그 중심내측군의 투사를 통해 자율신경적 기능들에 영향을 줄 수 있다고 생각된다(Price, 1981 & 1986; Russchen, 1986). 편도체의 이러한 출력 면에서의 특징은 장기기억이 뇌의 어느 부위에 저장되든지 간에 그 저장과정이 편도체의 영향을 받을 수 있는 가능성을 시사한다.

### 3. 학습 후 가해진 편도체의 손상 효과

만약 어떤 뇌 구조가 장기기억의 저장소라면, 학습 후 아무 때에라도 그 구조를 손상하면 장기기억이 차단되어야 한다. 반면에, 그 구조가 기억을 저장하지는 않고 기억저장과정을 조절하는 역할만 한다면, 학습 후의 그 구조의 손상 효과는 언제 그 구조가 손상되느냐에 따라 달라져야 한다. 즉, 학습 후 기억응고화가 진행되고 있는 기간 동안에 그 응고화 과정을 조절하는 구조를 손상하면 기억저장이 저해될 것이나, 응고화가 다 끝난 후에 그 구조를 손상하면 기억저장은 아무 영향을 받지 않아야 한다. 따라서 이러한 학습 후 손상 효과에 대한 연구 결과가 장기기억이 어떤 구조에 저장되는가라는 문제에 중요한 단서를 제공한다고 할 수 있다. 물론 학습 전에 가해진 손상이 갖는 효과도 중요한 자료

일 수 있으나, 이 경우에는 손상되지 않은 다른 구조들이 손상된 구조의 기능들을 떠맡을 가능성이 있기 때문에 그 결과의 해석이 단순하지 않다. 따라서 학습 전에 편도체를 손상한 많은 연구들을 본 논문에서는 언급하지 않고자 한다.

위에서 서술된 논리에 따라 Liang 등(1982)의 연구에서 편도체의 기억조절론을 지지하는 결과가 얻어졌다. 이 연구자들은 억제적 (또는, 수동적) 회피 학습(inhibitory avoidance learning) 과제를 사용한 실험에서 쥐의 편도체를 학습경험이 일어난 지 이를 후에 손상하면 기억장애가 발생하지만, 학습경험이 일어난 지 열흘 후에 손상하면 별 효과가 없음을 발견했다. 학습 후 편도체 손상 효과가 시간의존적이라는 이 결과는, 억제적 회피반응의 장기 파지를 위해서 학습 후 단기간 동안에만 편도체가 필요하며 오랜 시간이 흐른 후에는 편도체가 필요하지 않음을 의미한다. Liang(1991)은 또한 최근에 편도체에 국소마취제를 주입한 실험에서 위의 결과를 보강하는 결과를 얻었다. 이 결과들은 장기기억이 편도체에 저장된다는 견해와는 들어맞지 않는 것이며, 편도체가 다른 뇌 부위에서 일어나는 기억저장과정에 영향을 준다는 견해를 지지하는 강력한 증거로 받아들여질 수 있다.

학습 후에 편도체를 손상한 연구들 중엔 능동적 회피학습과제를 쓴 것들이 여럿 있다. Horvath(1963)는 고양이에게 능동적 회피학습을 시킨 후 편도체의 기저외측핵을 손상하니 그 회피반응에 심각한 장애가 일어남을 발견했다. 반면에, Brady, Schreiner, Geller와 Kling(1954)은 역시 고양이를 사용한 비슷한 연구에서 능동적 회피학습 후

에 편도체를 손상해도 아무 효과가 없음을 보고했다. 이 두 상충된 연구결과들을 두고 Horvath(1963)는 Brady 등(1954)의 연구에선 고양이들이 과훈련(overtraining)된 반면 자신의 연구에서는 그렇지 않았음을 지적하면서, 과훈련이 아마도 기억공고화를 가속시킴으로써 학습 후 편도체 손상 효과를 약화 또는 차단시키는 것 같다고 시사했다. 이는 능동적 회피반응의 장기기억이 편도체가 아닌 다른 뇌 부위에 저장됨을 가정하기 때문에 기억조절론과 일치하는 견해라고 할 수 있다. 과훈련과 정상훈련의 효과를 직접 비교한 실험에서 Thatcher와 Kimble(1966)은 과훈련된 쥐들은 학습 후 편도체가 손상되어도 비교적 정상적인 능동적 회피반응을 보였으나, 정상훈련된 쥐들은 편도체가 손상되면 능동적 회피반응에 장애를 보임을 발견했다. Fonberg, Brutkowski와 Mempel(1962)도 일 년에 걸쳐 개에게 능동적 회피학습을 시킨 후 편도체를 손상하니 아무 손상효과가 없었다는 결과를 보고했다.

그러나 다른 학습과제들을 사용한 연구에선 그다지 일관적이지 못한 결과들이 보고되었다. Peinado-Manzano(1988)는 시간변별과제를 사용한 실험에서 편도체의 중심핵 또는 기저외측핵을 학습 전에 손상하면 시간변별반응의 획득이 저해되지만 학습 후에 손상하면 그 반응의 파지에 아무 효과가 없음을 발견했다. 반면에, 학습 후 편도체 손상이 여러 가지 도구적 또는 고전적 조건반응의 파지를 저해함을 보고한 연구들이 여럿 있다(Goldstein, 1965; Shibata, Kataoka, Yamashita와 Ueki, 1986; Zhang, Harper와 Ni, 1986). Horvath(1963)의 과학습에 관한 견해를 받아들이면 이 결과들이 부분적으

로 설명될 수도 있다. 예를 들면, Zhang 등(1986)은 CS와 US를 단지 30 번 짝은 직후에 편도체를 냉각시킴으로써 가역적 손상을 시켰는데, 손상 처치 당시에 기억공고화가 아직 진행 중이었을 것이라고 가정하면 편도체 손상에 의한 기억장애가 설명될 수 있다. 그러나, 과훈련의 개념만으로는 기억조절론과 들어맞게 설명하기 힘든 연구 결과가 최근에 보고되었다. Kim과 Davis(1993)는 공포로 상승된 소스라침(또는, 경악)반응(fear-potentiated startle response) 패러다임을 사용한 연구에서 쥐들을 30 일 동안 훈련(하루에 2 시행씩, 총 60 시행)시킨 후 편도체를 손상했다. 쥐들의 공포로 상승된 소스라침반응은 약 20 시행의 훈련 후에 최고조에 도달했고 이후로 그 수준을 유지했기 때문에, 편도체 손상 전까지 쥐들은 공포로 상승된 소스라침반응이 최고조에 도달하기에 필요한 것보다 약 2 배 가량의 훈련시행을 더 경험했다. 그럼에도 불구하고 학습 후 편도체 손상은 공포로 상승된 소스라침반응을 완전히 차단했다. 이 결과는 여러 가지로 해석될 수 있겠으나 기억조절론을 지지하지 않는 것만은 확실하다고 할 수 있다. 그리고 위에서 인용한 연구결과들과의 불일치를 고려할 때, 이 결과는 편도체의 역할이 사용되는 학습과제의 종류에 따라 다를 수 있다는 가능성을 제시한다. 이 점은 본 논문의 말미에서 더 자세히 논의될 것이다.

### 3. 학습 후 편도체의 처치에 의한 기억저해 및 기억향상

뇌의 다른 부위에서 일어나는 기억저장과정들을

편도체가 조절한다는 견해는 학습 후에 편도체에 어떤 처치를 가함으로써 장기기억을 저해할 수 있을 뿐 아니라 향상시킬 수도 있다는 예언을 한다. 많은 연구들이 이 예언대로 학습 직후에 편도체를 전기자극하거나 편도체에 약물을 미세주입하면 억제적 회피반응, 능동적 회피반응, 조건화된 정서반응, 조건화된 맛혐오반응 등의 장기기억이 저해 또는 향상된다는 결과들을 보고했다(Cross와 Goodman, 1982; Gold, Macri와 McGaugh, 1973; Gold, Hankins와 Rose, 1977; Gold와 Zornetzer, 1983; Goddard, 1964; Handwerker, Gold와 McGaugh, 1974; Kesner, Berman, Burton과 Hankins, 1975; Kesner와 Conner, 1974; Liang과 McGaugh, 1983; McGaugh, Liang, Bennett과 Sternberg, 1984; Sternberg와 Gold, 1981). 이런 종류의 연구 결과들 중 기억조절론을 지지하는 가장 강력한 것으로 들 수 있는 것은 학습 후 편도체의 전기자극이 장기기억에 미치는 효과가 학습 시의 US의 강도에 좌우된다는 것이다. Gold, Hankins, Edwards, Chester와 McGaugh(1975)는 억제적 회피학습과제에서 강한 전기충격이 US로 사용되었을 때에는 학습 후 편도체 전기자극이 장기기억을 저해하지만, 약한 전기충격이 US로 사용되었을 때에는 동일한 편도체 전기자극이 장기기억을 향상시킨다는 결과를 얻었다. 동일한 처치가 실험조건에 따라 정반대되는 효과를 가진다는 이 결과는 장기기억이 편도체에 저장된다는 가설과는 불일치하는 것인데, 그것은 다음의 두 가지 이유로 인해서이다.

첫째 이유는 이 연구에서 편도체 전기자극이 학습 후에 주어졌다는 사실에 기인한다. 장기기억흔적은 학습시에 사용된 US의 강도에 따라 강하게 또는

약하게 형성될 것이다. 만약 장기기억이 편도체 내에 저장된다고 가정하면, 학습 후에 주어진 편도체 전기자극은 현재 형성되고 있는 기억흔적에 직접 작용할 것이다. 이럴 때, 동일한 전기자극이 강한 기억흔적은 파괴하면서 약한 기억흔적은 더 강하게 만든다는 것이 가능한 일일까? 즉, 장기기억이 편도체에 저장된다면, 학습경험이 끝난 후에 주어진 편도체 전기자극이 왜 한 경우에는 장기기억을 저해하고 다른 경우에는 장기기억을 향상시키는지가 설명되기 힘들다.

둘째 이유는 뇌의 전기자극이라는 아주 인위적인 처치가 전기자극된 부위에서 일어나는 기억저장을 향상시킬 수 있는 가능성은 아주 희박하다는 것이다. 뇌의 전기자극은 여러 방식으로 신경세포들의 활동에 영향을 미칠 수 있겠는데, 그 일차적인 효과는 전기자극되는 신경세포들의 정상적인 흥분 패턴을 어지럽힘으로써 현재 진행되고 있는 신경활동을 방해하는 것이다. 그 이유는 인위적인 뇌의 전기자극이란 것이 자연적으로 일어나는 신경세포들의 활동과는 너무나 다를 것이기 때문이다(Doty, 1969; Goddard, 1964; Kesner, 1982). 따라서 전기자극되는 신경세포들이 장기기억을 저장하는 것들이라면, 그 전기자극이 기억저장을 방해하기는 쉬워도 향상시키는 거의 불가능하다고 할 수 있다.

그런데, 뇌의 전기자극이 기억저장을 향상시킬 수 있는 한 가능성이 있다면 그것은 장기상승작용(long-term potentiation)을 통해서이다. 장기상승작용이란 짧은 고주파 전기자극을 신경섬유들에 몇 번 반복하여 줌으로써 유도되는 시냅스의 효율성 증진을 가리키는 것으로, 장기기억의 신경생물학적 후

보기제로 간주되는 전기생리적 현상이다(Bliss와 Lomo, 1973; Teyler와 DiScenna, 1987). 만약 Gold 등(1975)의 연구에서 편도체에 가한 전기자극이 편도체 신경세포들에 장기상승작용을 유도했다면 그로 인해 장기기억이 향상될 수 있을지도 모른다. 이 가설은 편도체 전기자극에 의해 유도된 장기상승작용이 학습경험에 의해 유도된 신경활동상의 변화와 유사함을 가정한다. 하지만 편도체 전기자극이 실제 학습경험에서 주어진 자극들에 의한 신경세포들의 자연적인 활동패턴을 그대로 모방하기는 실제로 불가능할 것이다. 따라서 이미 학습경험이 끝나고 나서 가해진 전기자극에 의해 유도된 장기상승작용이 장기기억을 향상시킬 가능성은 지극히 적다. 오히려 학습경험에 의한 신경활동상의 변화에 학습경험과는 아무 상관없는 전기자극이 부가되기 때문에 전자가 후자에 의해 변질됨으로써 장기기억이 향상된다기보다 저해될 것이라고 보는 것이 더 타당할 것이다. 또한 이 가설은 왜 동일한 전기자극이 학습조건에 따라 장기기억을 향상시키거나 저해하는 두 가지 반대되는 효과를 갖는지를 설명하지 못한다.

뇌의 전기자극의 이차적인 효과는 전기자극된 부위와 상호연결된 뇌 구조들에서의 신경활동이 간접적으로 영향을 받는다는 것이다. 이 때 그 영향은 촉진적일 수도 있고 억제적일 수도 있다. Kesner(1982)는 국소화된 뇌 자극이 기억과정들에 흥분적(즉, 촉진적) 효과를 미친다면 그것은 전기자극된 구조가 그와 상호연관된 신경체계에 변화를 일으켰기 때문일 것이라고 주장했다. 이에 따르면 학습 후 주어진 편도체 전기자극이 기억을 향상시킬 수 있다는 결과는 편도체와 상호연결된 뇌 부위들에

저장되는 장기기억의 강도가 편도체 전기자극에 의해 조절된다는 견해를 지지한다.

이러한 견해를 지지하는 또다른 증거로 편도체의 주요 입출력경로의 하나인 stria terminalis를 손상한 연구를 들 수 있다. 기억조절론의 주장대로 편도체가 뇌의 다른 부위에서 일어나는 기억저장과정에 영향을 미친다고 할 때, 편도체의 출력을 차단하면 편도체의 기억조절활동도 차단되어야 한다. Liang과 McGaugh(1983)는 이 예언대로 능동적 회피학습과제와 억제적 회피학습과제를 사용한 연구에서 학습 후 편도체 전기자극의 기억저해효과가 stria terminalis를 손상하면 약화됨을 발견했다. 여기서 stria terminalis는 학습 전에 손상되었으며 그 자체만으로는 장기기억에 아무 영향을 미치지 않았다.

#### 4. 기억조절론의 평가 및 논의

본 논문에서 다루어진 기억저장론과 기억조절론의 두 이론들 외에도 학습과 기억에 있어서 편도체의 역할에 관하여는 다른 이론들이 있지만, 그 어느 이론 하나도 현존하는 모든 연구결과들을 다 설명하지는 못한다. 그렇다면 지금까지 제안된 모든 이론들이 다 틀렸다고 결론내려야 할 것인가? 그보다는 각각의 이론들이 모두 부분적으로 옳을 가능성이 있다고 보는 게 더 타당한 것으로 생각되는데, 그 이유는 각 이론들을 지지하기 위해 사용되는 학습과제들이 서로 다르다는 사실에서 찾을 수 있다. 예를 들어, 위에서 검토한 바와 같이 기억조절론을 지지하는 연구들이 상당량 존재하는데, 이 연구들은 대부분 억제적 또는 능동적 회피학습 등 주로 부적 강

화를 이용한 도구적 조건화 과제를 사용하였다. 반면에 본 논문에서 자세히 검토되지는 않았으나 기억 저장론을 지지하는 많은 연구들은 정적 또는 부적 강화를 이용한 고전적 조건화 과제들을 사용하였다. 이렇듯 각 이론들이 서로 다른 학습과제를 사용한 연구결과들로 지지를 받는다는 것은 편도체의 - 또는 어떤 뇌 구조라도 - 역할을 알기 위해선 먼저 면밀한 과제분석을 할 필요가 있음을 시사한다. 어떤 과제든지 그것의 학습 또는 수행에 필요한 정신과정들 또는 반응들의 요소들로 분석될 수 있을 것이다. 그리고나면 특정의 처치가 그 구성요소들 중 어느 것에 영향을 주는지를 실험결과로부터 추론해 낼 수 있을 것이다.

이러한 맥락에서, 서로 불일치하는 실험결과들을 설명하려 한 연구의 한 예로서 Kim과 Davis(1993)의 연구를 들 수 있다. 위에서 언급된 바와 같이, 능동적 회피학습과제를 쓴 연구들에선 과훈련을 시키면 학습 후에 가해진 편도체의 손상 효과가 차단되지만 공포로 상승된 소스라침반응 패러다임을 쓴 경우엔 그렇지 않았는데 이 차이는 다음과 같이 설명될 수 있다. 즉, 회피학습과제에선 동물이 조건화된 공포 반응과 조건화된 도구적 운동반응(즉, 회피반응 그 자체)의 두 가지를 다 배우는 반면, 공포로 상승된 소스라침반응은 조건화된 도구적 운동반응을 포함하지 않는다. 따라서 동물을 과훈련시키면 학습 후에 편도체가 손상되어도 회피반응은 지속될 수 있지만 공포로 상승된 소스라침반응은 과훈련 여부와 상관없이 편도체가 손상되면 차단된다는 결과는, 과훈련이 조건화된 공포반응이라는 요소보다는 조건화된 도구적 운동반응이라는 요소를 강화시켰기 때문이라

고 설명할 수 있다. 이에 덧붙여, 조건화된 도구적 운동반응은 편도체를 반드시 필요로 하지는 않는다는 것도 추론할 수 있다.

마지막으로, 동물들이 주위 환경으로부터 들어오는 많은 입력 중 자신들의 생존에 중요한 것들만 선별적으로 기억할 필요가 있다는 사실을 고려할 때 편도체의 기억조절론은 편도체에 전통적으로 부여되어 온 정서 및 동기와 관련된 역할과 부합하는, 생태학적으로 아주 적합한 견해로 받아들여질 수 있다.

#### 참고 문헌

- Aggleton, J.P., & Mishkin, M. (1986). The amygdala: Sensory gateway to the emotions. In R. Plutchik, & H. Kellerman (Eds.), *Emotion: Theory, Research, and Experience* (pp. 281-299). New York: Academic Press.
- Amaral, D., & Price, J. L. (1984). Amygdalo-cortical projections in the monkey (*Macaca fascicularis*). *Journal of Comparative Neurology*, 230, 465-496.
- Bliss, T. V. P., & Lomo, T. (1973). Long-lasting potentiation of synaptic transmission in the dentate area of the anaesthetized rabbit following stimulation of the perforant path. *Journal of Physiology* (London), 232, 331-356.
- Brady, J.V., Schreiner, L., Geller, I., & Kling,

- A. (1954). Subcortical mechanisms in emotional behavior: the effect of rhinencephalic injury upon the acquisition and retention of a conditioned avoidance response in cats. *Journal of Comparative & Physiological Psychology*, 47, 179-186.
- Doty, R. W. (1969). Electrical stimulation of the brain in behavioral context. *Annual Review of Psychology*, 20, 289-320.
- Fonberg, E., Brutkowski, S., & Mempel, E. (1962). Defensive conditioned reflexes and neurotic motor reactions following amygdectomy in dogs. *Acta Biologicae Experimentalis*, 22, 51-57.
- Goddard, G. V. (1964). Amygdaloid stimulation and learning in rats. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 58, 23-30.
- Gold, P. E., Hankins, L., Edwards, R. M., Chester, J., & McGaugh, J. L. (1975). Memory interference and facilitation with posttrial amygdala stimulation: effect on memory varies with footshock level. *Brain Research*, 86, 509-513.
- Gold, P. E., Macri, J., & McGaugh, J. L. (1973). Retrograde amnesia produced by subseizure amygdala stimulation. *Behavioral Biology*, 9, 671-680.
- Goldstein, M. L. (1965). Effects of hippocampal, amygdala, hypothalamic and parietal lesions on a classically conditioned fear response. *Psychological Reports*, 16, 211-219.
- Gloor, P. (1960). Amygdala. In J. Field, H. W. Magoun, & V. E. Hall (Eds.), *Handbook of Physiology*, vol. 2 (1395-1420). Washington: American Physiological Society.
- Handwerker, M. J., Gold, P. E., & McGaugh, J. L. (1974). Impairment of active avoidance learning with post-training amygdala stimulation. *Brain Research*, 75, 324-327.
- Hitchcock, J.M., & Davis, M. (1987). Fear-potentiated startle using an auditory conditioned stimulus: Effect of lesions of the amygdala. *Physiology & Behavior*, 39, 403-408.
- Horvath, F.E. (1963). Effects of basolateral amygdectomy on three types of avoidance behavior in cats. *Journal of Comparative & Physiological Psychology*, 56, 380-389.
- Jones, B., & Mishkin, M. (1972). Limbic lesions and the problem of stimulus-reinforcement associations. *Experimental Neurology*, 36, 362-377.
- Kesner, R. P. (1982). Brain stimulation: effects on memory. *Behavioral and Neural Biology*, 36, 315-367.
- Kesner, R. P., Berman, R. F., Burton, B., & Hankins, W. G. (1975). Effects of electrical stimulation of amygdala upon neophobia and taste aversion. *Behavioral*



- Biology, 13, 349-358.
- Kim, M., & Davis, M. (1993). Electrolytic lesions of the amygdala block acquisition and expression of fear-potentiated startle even with extensive training but do not prevent reacquisition. Behavioral neuroscience, 107, 580-595.
- LeDoux, J.E., Cicchetti, A., Xagoraris, A., & Romanski, L. M. (1990). The lateral amygdaloid nucleus: sensory interface of the amygdala in fear conditioning. Journal of Neuroscience, 10, 1062-1069.
- Liang, K.C., & McGaugh, J.L. (1983). Lesions of the stria terminalis attenuates the amnesic effect of amygdaloid stimulation on avoidance responses. Brain Research, 274, 309-318.
- Liang, K.C., McGaugh, J.L., Martinez, J.L., Jensen, R.A., Vasquez, B.J., & Messing, R.B. (1982). Post-training amygdaloid lesions impair retention of an inhibitory avoidance response. Behavioral Brain Research, 4, 237-249.
- McGaugh, J. L. (1966). Time-dependent processes in memory storage. Science 153, 1351-1358.
- McGaugh, J.L. (1989). Modulation of memory storage processes. In P. R. Solomon, G. R. Goethals, C. M. Kelley & B. R. Stephens (Eds.), Memory: Interdisciplinary Approaches (pp. 33-64). New York: Springer-Verlag.
- McGaugh, J. L., Liang, K. C., Bennett, C., & Sternberg, D. B. (1984). Adrenergic influences on memory storage: interaction of peripheral and central systems (pp. 313-333). In G. Lynch, J.L. McGaugh, & N.M. Weinberger (Eds.), Neurobiology of Learning and Memory. New York: Guilford Press.
- Peinado-Manzano, A. (1988). Effects of bilateral lesions of the central and lateral amygdala on free operant successive discrimination. Behavioral Brain Research, 29, 61-71.
- Price, J. L. (1981). The efferent projections of the amygdaloid complex in the rat, cat and monkey. In Y. Ben-Ari (Ed.), The Amygdaloid Complex (pp. 121-132). Amsterdam: Elsevier/North-Holland Biomedical Press.
- Price, J. L. (1986). Subcortical projections from the amygdaloid complex. Advances in Experimental Medicine and Biology, 203, 19-33.
- Russchen, F.T. (1986). Cortical and subcortical afferents of the amygdaloid complex. Advances in Experimental Medicine and Biology, 203, 35-52.
- Sarter, M., & Markowitsch, H. J. (1985). Involvement of the amygdala in learning and memory: A critical review, with emphasis on anatomical relations. Behavioral

Neuroscience, 99, 342-380.

Shibata, K., Kataoka, Y., Yamashita, K., & Ueki, S. (1986). An important role of the central amygdaloid nucleus and mammillary body in the mediation of conflict behavior in rats. Brain Research, 372, 159-162.

Teyler, T. J., & DiScenna, P. (1987). Long-term potentiation. Annual Review of Neuroscience, 10, 131-161.

Thatcher, R.W., & Kimble, D.P. (1966). Effect of amygdaloid lesions on retention of an avoidance response in overtrained and non-overtrained rats. Psychonomic Science, 6, 9-10.

Turner, B.H. (1981). The cortical sequence and terminal distribution of sensory related afferents to the amygdaloid complex of the rat and monkey. In Y. Ben-Ari (Ed.), The Amygdaloid Complex (pp. 51-62). Amsterdam: Elsevier/North-Holland Biomedical Press.

Zhang, J-X., Harper, R. M., & Ni, H. (1986). Cryogenic blockade of the central nucleus of the amygdala attenuates aversively conditioned blood pressure and respiratory responses. Brain Research, 386, 136-145.